Труды Зоологического института РАН
Том 318, № 1, 2014, с. 12–23



УДК 591.543.43

СКОРОСТЬ ПОЛЕТА ПЕВЧЕГО ДРОЗДА (*TURDUS PHILOMELOS*) ВО ВРЕМЯ ОСЕННЕЙ НОЧНОЙ МИГРАЦИИ

М.В. Воротков[1] и А.Ю. Синельщикова[2]*

[1]*Главная астрономическая обсерватория Российской академии наук, Пулковское ш. 65/1, 196140 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: biser_gao@mail.ru*

[2]*Биологическая станция «Рыбачий», Зоологический институт Российской академии наук, п. Рыбачий 238535, Калининградская обл., Россия; e-mail: Sinelsch@mail.ru*

РЕЗЮМЕ

Мигрирующих ночью птиц наблюдали с помощью электронно-оптической системы регистрации. Из потока ночных мигрантов певчих дроздов выделяли на основе линейных размеров, рисунка полета и фенологических данных. Воздушная скорость полета дроздов варьирует в зависимости от направления и скорости ветра: при увеличении встречной компоненты ветра она увеличивается относительно своего значения при штиле, а при увеличении попутной компоненты ветра – уменьшается. Воздушная скорость дроздов, летящих миграционным полетом, пропорциональна эффективной частоте взмахов, рассчитанной для серий взмахов и пауз между ними. При этом в условиях полета при разных ветрах птицы поддерживают оптимальную физиологическую частоту взмахов в узком диапазоне, а изменяют свою воздушную скорость преимущественно за счет длительности инерционной фазы полета. Воздушная скорость мигрирующих осенью певчих дроздов в наибольшей степени соответствует теоретически ожидаемой скорости, при которой энергетическая стоимость полета минимальна.

Ключевые слова: ночная миграция, певчий дрозд, скорость полета, частота взмахов

FLIGHT SPEED OF THE SONG THRUSH (*TURDUS PHILOMELOS*) DURING AUTUMN NOCTURNAL MIGRATION

M.V. Vorotkov[1] and A.Yu. Sinelschikova[2]*

[1]*The Central Astronomical Observatory of the Russian Academy of Sciences at Pulkovo, Pulkovskoye Sh. 65/1, 196140 Saint Petersburg, Russia; e-mail: biser_gao@mail.ru;*

[2]*Biological Station "Rybachy", Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Rybachy 238535, Kaliningrad Province, Russia; e-mail: Sinelsch@mail.ru*

ABSTRACT

Nocturnally migrating birds were observed with Electronic-optical system for registration. The Song Thrushes have been distinguished among the nocturnal migrants by the linear size, wing-beat pattern and phonological data. The airspeed of the thrushes varies depending on wind direction and velocity. It increases with increasing head-wind component relative to its value in calm air and decreases with increasing tail-wind component. The air speed of the migratory flight in thrushes is proportional to an effective wing-beat frequency calculated for the flapping phases and pauses between them. Under different wind conditions the birds maintain optimal physiological wing beat frequency within rather narrow range but vary their airspeed by duration of inertial phases of flight. The observed airspeeds of the Song Thrushes were close to the theoretically predicted maximum range speed indicating energy-selected migration strategy in autumn.

Key words: nocturnal migration, the Song Thrush, flight speed, wing-beat pattern

* *Автор-корреспондент / Corresponding author*

ВВЕДЕНИЕ

Скорость полета относительно земли, а также скорость полета относительно воздуха (или воздушная скорость) являются базовыми динамическими характеристиками полета птиц (Norberg 1990; Pennycuick 2008). Это – одни из тех величин, на основе которых складываются наши представления о времени и энергии, которые необходимы птицам различных видов для совершения сезонных миграций (Alerstam 1990; Hedenström and Alerstam 1995; Alerstam and Hedenström 1998). Скорость полета относительно земли определяется воздушной скоростью птицы и скоростью ветра с учетом его направления по отношению к курсу, выбранному птицей. Согласно лунным и радарным наблюдениям, миграция происходит не только при попутных, но и при боковых и встречных ветрах (Richardson 1978, 1990; Bolshakov et al 2002; Liechti 2006; Baushev and Sinelschikova 2007). Предполагается, что у птиц существуют определенные поведенческие и физиологические адаптации, которые позволяют оптимизировать временные и энергетические затраты во время миграции при разных ветровых условиях, в частности за счет вариации воздушной скорости (Liechti et al. 1994; Liechti 1995; Hedenström and Alerstam 1995; Liechti and Bruderer 1998; Alerstam and Hedenström 1998). Радарные наблюдения потока птиц, состоящего из десятков видов, в целом показали, что при попутных ветрах птицы замедляют скорость полета относительно воздуха, а при встречных – воздушная скорость птиц увеличивается (Bloch and Bruderer 1982; Liechti 1995; Hedenström et al. 2002).

Для радарных наблюдений миграции птиц существует проблема видового распознавания и даже выделения узких систематических групп. Максимально возможная дифференциация потока, которая была достигнута, опираясь на единственный критерий (частоту взмахов крыльями), это – выделение размерных классов: мелкие, средние и крупные воробьиные птицы, мелкие кулики и крупные водоплавающие птицы (Liechti et al. 1995; Stark 1996; Schmaljohann et al. 2008). Ведущие специалисты в области радарной орнитологии признают, что видовое распознавание птиц этим методом невозможно (Liechti 2007), за исключением отдельных случаев, когда виды имеют специфические характеристики полета, как например, стрижи, идентифицированные по рисунку полета и частоте взмахов крыльями (Bäckman and Alerstam 2001; Henningsson et al. 2009; Karlsson et al. 2010).

На видовом уровне оценки скорости полета получены преимущественно для дневных мигрантов, чьё видовое опознавание возможно с помощью бинокля или телескопа (Bruderer and Boldt 2001), а также птиц известных видов, помеченных геолокаторами (Klaassen et al. 2011). У ночных мигрантов, в первую очередь воробьиных, скорость полета измеряли экспериментально в аэродинамических туннелях (Bruderer et al. 2001; Videler 2005; Hedenström et al. 2006), у выпущенных и прослеженных с помощью радара птиц (Griffiths 1970; Bruderer and Boldt 2001), а также с помощью телеметрического прослеживания у мигрирующих птиц, помеченных радиопередатчиками (Cochran and Wikelski 2005; Cochran et al. 2008). Как отмечают сами авторы, в таких ситуациях поведение птиц могло быть не типичным для свободного миграционного полета. Например, воздушная скорость у выпущенных птиц, по всей вероятности, была меньше, чем у птиц, летящих миграционным полетом (Bruderer and Boldt 2001). Кроме того, выборки протестированных птиц были малы.

Применение новых технических разработок, таких как электронно-оптическая система (Vorotkov et al. 2009; Bolshakov et al. 2010), и комплекса методов изучения ночной миграции (Bolshakov et al. 2002) позволило получать характеристики естественного ночного миграционного полета для определенных систематических групп птиц, а в редких случаях – отдельных видов, в частности певчего дрозда (*Turdus philomelos* C.L. Brehm, 1831). Это – скорость полета относительно земли и воздуха, высота, направление полета и ориентация оси тела, частота взмахов крыльями и продолжительность пауз между сериями взмахов. Анализ динамических характеристик полета, полученных для определенного вида на статистически репрезентативном материале, дает возможность ясно представить, какие поведенческие и физиологические адаптации способствуют миграции при разных ветровых условиях. В настоящей работе мы рассматриваем следующие вопросы: 1) каков диапазон скоростей полета относительно земли и воздуха у мигрирующих осенью певчих дроздов; 2) как изменяется воздушная скорость в

зависимости от направления и скорости ветра; 3) за счет каких кинематических характеристик птицы контролируют и изменяют свою воздушную скорость?

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран на Куршской косе Балтийского моря на биологической станции «Рыбачий» ЗИН РАН (55°12´с.ш., 20°46´в.д.) в сентябре–октябре 2008–2010 гг. Для сбора материала использовали электронно-оптическую систему регистрации летящих ночью птиц (ЭОС). Это оборудование разработано совместно сотрудниками биологической станции «Рыбачий» ЗИН РАН и Пулковской обсерватории ГАО РАН. Подробное техническое описание и возможности метода были опубликованы ранее (Vorotkov et al. 2009; Sinelschikova et al. 2009; Bolshakov et al. 2010). ЭОС позволяет в мониторинговом режиме получать изображения летящих ночью птиц на высоте от 100 до 700–1000 м (в зависимости от размера птицы) при подсветке узким лучом (5°) белого света. Как результат наблюдений были получены основные характеристики полета для каждой зарегистрированной птицы: высота полета, линейные размеры (размах крыльев, длина тела), направление движения (азимут полета), ориентация оси тела (линия хвост–голова), скорость полета относительно земли, частота взмахов крыльями, количество взмахов в каждом цикле, продолжительность паузы между циклами взмахов, характер траектории движения.

Поскольку мы претендовали на получение характеристик полета на видовом уровне, а видовая идентификация птиц в темноте затруднена, то отбор материала имел свою специфику и был очень строгим. Критериями для выделения певчих дроздов являлись рисунок полета, типичный для воробьиных птиц, т.е. чередование циклов взмахов крыльями и пауз между ними; соответствующие размерные характеристики (длина тела и размах крыльев); фенологические данные. Высокие требования предъявляли к качеству полученных изображений птиц. Для анализа были отобраны только те птицы, которые имели прямую траекторию полета длиной не менее 15 м, четкие очертания силуэта, а рисунок чередования взмахов и пауз был хорошо виден (Рис. 1). Отдельные ночи с высокой влажностью воздуха или

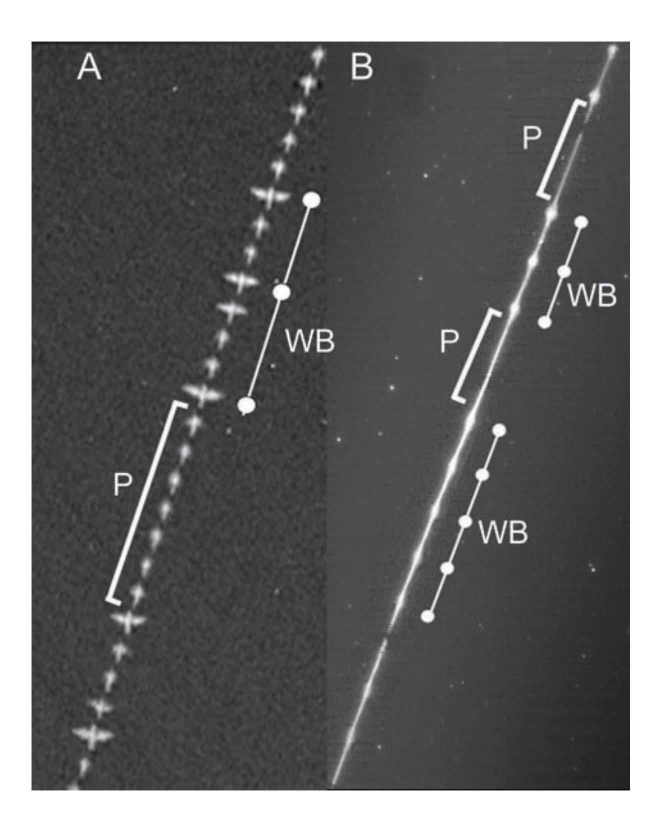


Рис. 1. Образец трека воробьиной птицы, идентифицированной как певчий дрозд по линейным размерам, рисунку полета и фенологическим данным. A – сегментированный трек, полученный с помощью длиннофокусного объектива, показывающий отдельные силуэты птицы; B – несегментированный трек той же птицы, полученный с помощью широкоугольного объектива. WB – циклы взмахов крыльями, P – паузы между отдельными циклами взмахов крыльями. Утолщения на несегментированном треке соответствуют стадии раскрытия крыльев.

Fig. 1. The sampling track of the passerine bird identified as the Song Thrush by the linear size, wing-beat pattern and phonological data. A – the track chopped into sequential silhouettes received on the long-focus objective lens; B – the track of the same bird received on the wide-angle objective lens. WB – wing-beat cycles; P – pauses between the cycles. Bulbs on the nonsegmented track correspond to the position of the open wings.

плотной низкой облачностью, когда наблюдалась явная реакция птиц на свет прожекторов системы подсветки (Bolshakov et al. 2013), были исключены из анализа.

Выделение группы «крупных воробьиных птиц» с помощью ЭОС из общего миграционного потока по размерным параметрам и характеру полета не представляло сложности. Благодаря предшествующим многолетним исследованиям миграции птиц на Куршской косе комплексом ме-

тодов (Bolshakov et al. 2002, 2010) известно, что в период осенней миграции эта группа представлена в основном дроздами и полевым жаворонком. Размеры тела певчего дрозда (длина тела – 19–24 см, размах крыльев – 33–38 см) и белобровика (длина тела – 19–21 см, размах крыльев – 33–37 см) практически перекрываются. Однако данные по фенологии ночной миграции (Bolshakov et al. 2002) и отловы на остановках показывают, что мигрирующие белобровики (*T. iliacus* Linnaeus, 1766) появляются на Куршской косе в заметном количестве не ранее 5 октября, а в отдельные годы – даже после 20 октября. При этом за 45 лет отлова дроздов большими ловушками сроки осеннего пролета певчего дрозда не изменились, а белобровика – достоверно изменились даже на более поздние (Sinelschikova and Sokolov 2004). Начиная с 90-х годов XX века первые 5% белобровиков отлавливают между 10 и 20 октября. В течение сентября и первой декады октября певчие дрозды составляют на остановках 100% и 96% соответственно (Bolshakov et al. 2010).

Представители других видов рода *Turdus* Linnaeus, 1758 начинают мигрировать не ранее 2-й декады октября. По сравнению с певчим дроздом и белобровиком, эти птицы заметно крупнее. Длина тела черного дрозда (*T. merula* Linnaeus, 1758) – 22–27 см, размах крыльев – 37–44 см. Кроме того, черные дрозды легко отличаются по темной окраске силуэта. Во второй и третьей декадах октября (и не каждый год) происходит миграция крупных дроздов: рябинника (*T. pilaris* Linnaeus, 1758; длина тела – 22–26 см, размах крыльев – 40–46 см) и малочисленных деряб (*T. viscivorus* Linnaeus, 1758; длина тела – 24–28 см, размах крыльев – 44–49 см). Размах крыльев дроздов этих видов и певчего дрозда практически не перекрывается даже с учетом 5% ошибки измерения у птиц, летящих выше 500 м (Bolshakov et al. 2010).

Также в октябре происходит заметная ночная миграция полевых жаворонков (*Alauda arvensis* Linnaeus, 1758), размеры которых несколько меньше, чем певчего дрозда и белобровика (длина тела – 15–19 см, размах крыльев – 30–38 см). Единственным надежным признаком, позволяющим определять этих птиц, является отношение размаха крыльев к длине тела (в среднем 2.0). У мелких дроздов этот показатель ниже, около 1.6–1.7.

Таким образом, к певчим дроздам были отнесены крупные воробьиные птицы, которые были отмечены с сентября по первую декаду октября, имеющие длину тела 20–24 см и размах крыльев 32–38 см; соотношение размаха крыльев к длине тела не более 1.7 (Bolshakov et al. 2010). Среди птиц, отобранных по таким критериям, представители других видов могли составлять не более 5%. В итоге за три осенних сезона 2008–2010 гг. с помощью ЭОС были зарегистрированы 7000 птиц; как дрозды опознаны 2774 птицы. Из них 963 птицы полностью удовлетворяли вышеперечисленным требованиям и были отнесены к певчему дрозду.

Скорость полета птиц относительно земли рассчитывали по известному угловому смещению объекта за известный промежуток времени, исходя из определенной высоты полета птицы. Высоту определяли по параллаксу, когда птиц регистрировали на двух оптических каналах с известным базовым расстоянием. Для расчета воздушной скорости использовали собственные измерения ветрового профиля на высоте до 700–1000 м (обычно 3 измерения в течение ночи). Согласно разработанной методике (Bolshakov et al. 2010) проводили гидирование (прослеживание) полупрозрачного латексного шара, наполненного гелием, с укрепленным внутри миниатюрным светодиодом. На основе последующего расчета пространственных координат шара с определенной периодичностью вычисляли направление и скорость ветра на соответствующих высотах.

В качестве параметра для оценки влияния ветра на воздушную скорость дроздов был использован попутный компонент ветра. Попутный компонент – произведение скорости ветра и косинуса угла между попутным (для летящей птицы) направлением ветра и фактическим в момент наблюдения. Зависимость воздушной скорости от попутного компонента ветра оказалась нелинейной, и аппроксимация была проведена функцией обратной зависимости. Функция имеет вид: $y=a+b/(x+c)$, где коэффициент a – асимптотическое значение, к которому стремится воздушная скорость при увеличении попутного компонента, а второе слагаемое – приращение воздушной скорости при соответствующем значении попутного компонента, где b – коэффициент пропорциональности, отражающий степень влияния попутного компонента, c – максимально возможное значение попутного компонента.

Полученные значения воздушной скорости не приводили к их эквивалентному значению на уровне моря (Pennycuick 2008; Bruderer and Boldt 2001), т.к. диапазон высот, в котором преимущественно наблюдали мигрирующих дроздов, был небольшой – от 200 до 600 м. Изменение плотности воздуха в этом диапазоне высот несущественно.

Для оценки возможных способов регуляции воздушной скорости птицами были рассмотрены некоторые кинематические характеристики полета. Рисунок полета дроздов как типичных воробьиных, как правило, представляет собой чередование циклов взмахов и пауз между ними (Рис. 1). Амплитуду, интенсивность и продолжительность отдельных взмахов мы не измеряли, а рассмотрели только зависимость воздушной скорости от трех параметров: физиологической и эффективной частот взмахов, а также от продолжительности пауз между циклами взмахов. Физиологическая частота, также просто называемая частотой взмахов крыльями (Bruderer et al. 2001) или действительной частотой (Cochran et al. 2008), рассматривалась только для периода активной фазы машущего полета (паузы исключены). В отличие от физиологической частоты эффективную частоту рассчитывали как число взмахов за измеренный промежуток времени, включающий как циклы взмахов, так и паузы между ними (Bruderer et al. 2001; Cochran et al. 2008). При этом выбирали одинаковое количество циклов взмахов и пауз, не менее двух каждое.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Скорость полета относительно земли и воздушная скорость. Полученные значения скорости полета относительно земли при разных ветрах варьировали в пределах 6–7 крат, от 5 до 32 м/с (Рис. 2). Поскольку осенью при попутных ветрах пролетает 68% дроздов, а при встречных – 32% (Baushev and Sinelschikova 2007), распределение скоростей полета относительно земли асимметрично. Медианное значение скорости полета певчих дроздов составило 17.6 м/с (n = 963 птиц), при этом 70% птиц пролетали при скоростях от 11 до 24 м/с.

Среднее значение воздушной скорости составило 14.2 м/с (SD = 3.1, n = 963). По нашим оценкам воздушная скорость певчих дроздов варьирует в 4 кратном диапазоне от 6 до 24 м/с, а 70% птиц пролетает в достаточно узком диапазоне воздушных скоростей – от 11 до 17.5 м/с.

Зависимость воздушной скорости дроздов от направления и скорости ветра. Генеральное направление ночного пролета дроздов на Куршской косе, полученное лунным методом при штилевых ветрах, составило 218°, среднее направление – 222° (Bolshakov et al. 2002), а среднее направление на регион зимовки по данным кольцевания у молодых и взрослых певчих дроздов – 223° (Payevsky et al. 2005), поэтому для дроздов, летящих осенью через юго-восточную Прибалтику, попутными являются северо-восточные ветра направлением 35–45°.

Зависимость воздушной скорости полета дроздов от скорости ветра с учетом его направления, т.е. попутного компонента представлена на Рис. 3. Результаты регрессионного анализа помещены в поясняющих подписях к этому рисунку. Хотя около трети птиц пролетало практически при штиле (0–2 м/с), явно прослеживается закономерность: при увеличении скорости попутных ветров птицы замедляют свою воздушную скорость, а при увеличении скорости ветров со встречной компонентой, наоборот увеличивают воздушную скорость (P = 0.0002) (сплошная линия 1 на Рис. 3). При этом функция обратной зависимости, по которой проводилась аппроксимация, в итоге имела вид: $y=13.3+12.8/(x+15)$, где коэффициент 13.3 – значение, к которому стремится воздушная скорость при увеличении попутного компонента, а 15 – максимальное значение попутного компонента. Две трети птиц пролетали при ветрах с попутной компонентой (пунктирная линия 2 на Рис. 3), показывая умеренный уровень значимости (P = 0.0061) зависимости воздушной скорости от ветра. При ветрах со встречной компонентой пролет выражен не так интенсивно, но именно в этих условиях птицы заметно увеличивали свою воздушную скорость ($P < 0.0001$) (пунктирная линия 3 на Рис 3). Приращение воздушной скорости при увеличении встречного компонента ветра на 1 м/с в диапазоне от –10 до 0 м/с составляет +0.17 м/с, а при увеличении попутного компонента на 1 м/с в диапазоне от 0 до 13 м/с – 0.05 м/с.

При сильных встречных ветрах скоростью более 10 м/с, сопоставимых с воздушной скоростью птиц, пролет практически отсутствовал. На собранном материале мы не обнаружили увеличения воздушной скорости при увеличении значения бокового компонента.

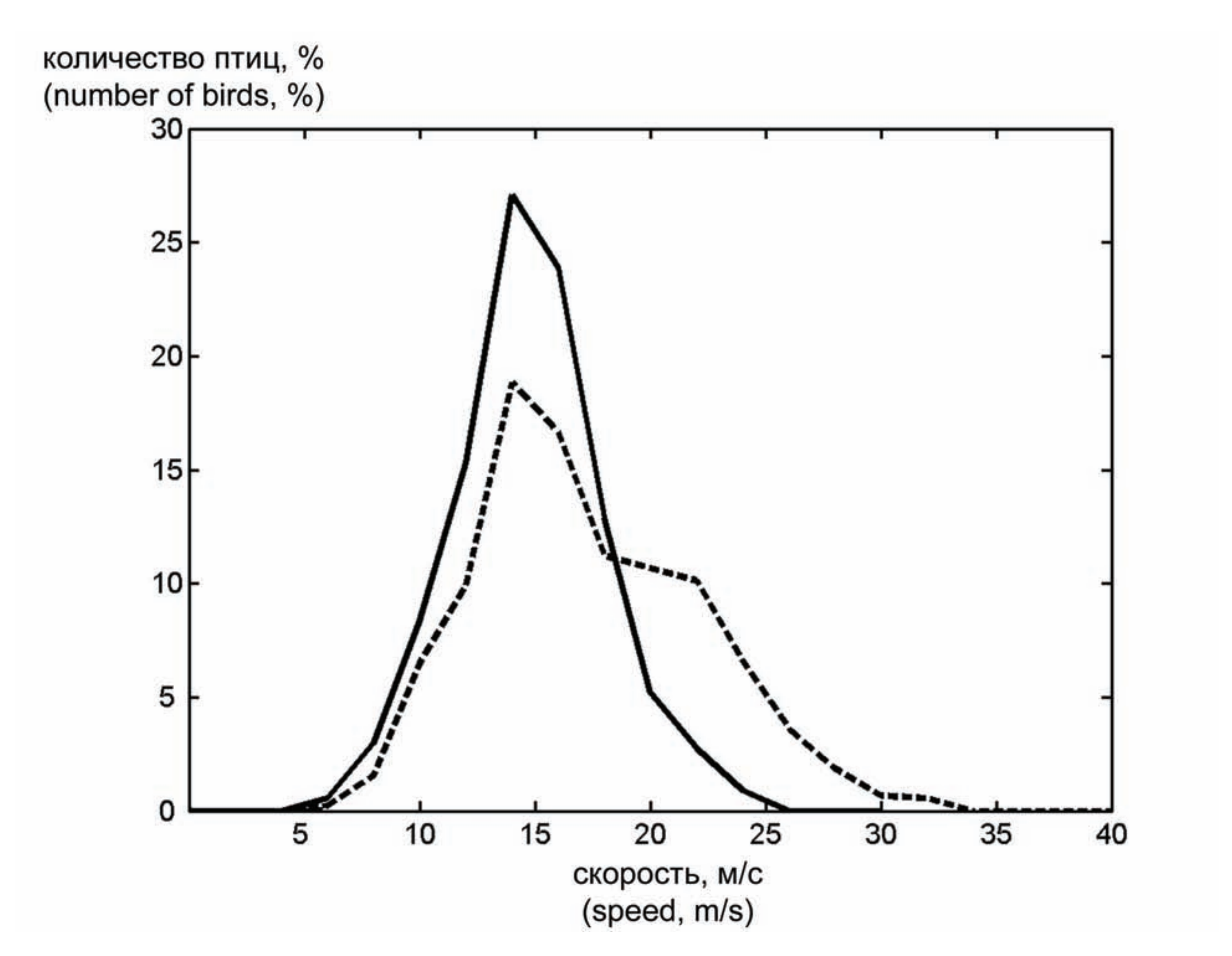


Рис. 2. Распределение скорости полета певчих дроздов относительно земли и относительно воздуха (воздушной скорости) во время осенней ночной миграции. Пунктирная линия – скорость полета относительно земли; сплошная линия – воздушная скорость.

Fig. 2. Distribution of ground speed and air speed of the Song Thrushes during autumn nocturnal migration. Dash line – ground speed, solid line – air speed.

Регуляция воздушной скорости. Обнаруженная зависимость воздушной скорости дроздов от скорости и направления ветра предполагает, что птицы способны изменять свою воздушную скорость за счет ряда кинематических параметров. Среднее значение физиологической частоты взмахов крыльями у певчего дрозда составило 10.14 Гц (взмахов в секунду) (SD = 1.32, n = 963). В 95% доверительном интервале частота взмахов изменяется в узком диапазоне от 7.5 до 12.7 Гц. Значимой зависимости воздушной скорости полета от физиологической частоты взмахов обнаружено не было. Графически эта зависимость выглядит в виде достаточно плотного облака точек, поэтому мы рассмотрели зависимость воздушной скорости от эффективной частоты взмахов (Рис. 3). Физиологическая частота и продолжительность пауз не всегда являются взаимозависимыми величинами (Cochran et al. 2008), однако в нашем случае, регрессионный анализ показал достаточно сильную их взаимосвязь ($R^2 = 0.31$, $F = 337.6$, $n = 751$, $P < 0.001$): чем короче паузы, тем больше физиологическая частота. В отличие от физиологической частоты увеличение эффективной частоты взмахов вызывает увеличение воздушной скорости (Рис. 4).

Продолжительность пауз между отдельными циклами взмахов у певчего дрозда показывает большую вариабильность. Среднее значение этого показателя 0.26 с (SD = 0.11, n = 902). Связь скоро-

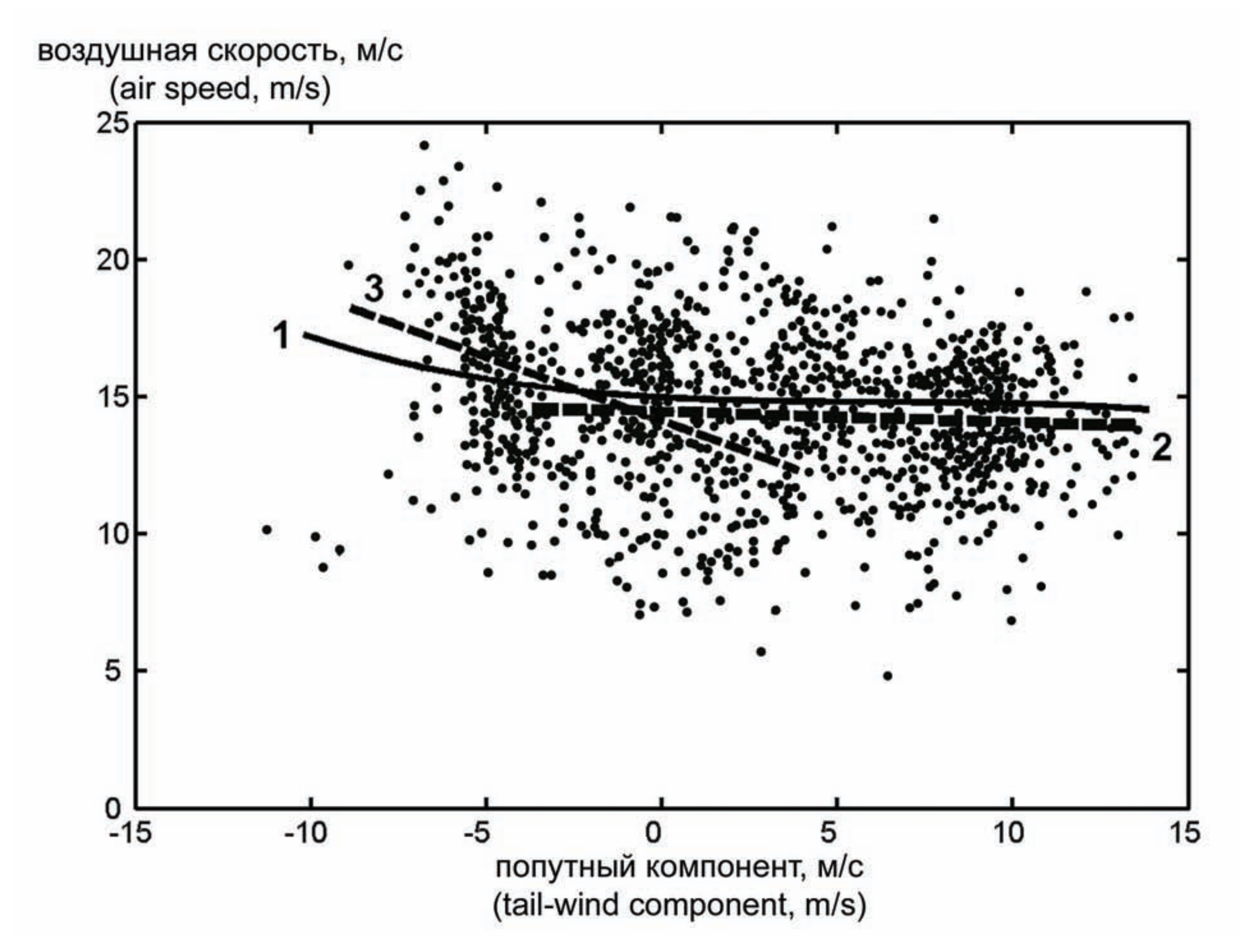


Рис. 3. Зависимость воздушной скорости певчих дроздов от скорости ветра с учетом его направления (попутного компонента). Результаты регрессионного анализа: линия 1 – воздушная скорость во всем диапазоне значений попутного компонента: $R^2 = 0.21$, $F = 11.3$, $n = 963$, $P = 0.0002$; линия 2 – воздушная скорость при попутных ветрах: $R^2 = 0.12$, $F = 7.4$, $n = 667$, $P = 0.0061$; линия 3 – воздушная скорость при встречных ветрах: $R^2 = 0.08$, $F = 21.2$, $n = 296$, $P < 0.0001$.

Fig. 3. Air speed of the Song Thrushes in relation to the tail-wind component. Results of regression analysis: line 1 – air speed within the integral range of tail-wind component values: $R^2 = 0.21$, $F = 11.3$, $n = 963$, $P = 0.0002$; line 2 – air speed under tailwinds: $R^2 = 0.12$, $F = 7.4$, $n = 667$, $P = 0.0061$; line 3 – air speed under headwinds: $R^2 = 0.08$, $F = 21.2$, $n = 296$, $P < 0.0001$.

сти полета и продолжительности паузы очевидна: чем длиннее паузы, тем меньше воздушная скорость птицы (Рис. 5), однако небольшой процент вариаций скорости, объясняемый продолжительностью паузы, предполагает существование также других способов регуляции воздушной скорости.

ОБСУЖДЕНИЕ

Осенью дрозды мигрируют при ветрах попутных и встречных направлений в количественном соотношении 2:1 соответственно (Baushev and Sinelschikova 2007). В зависимости от ветра скорость полета дроздов относительно земли может как удваиваться, так и уменьшаться в 2 раза по сравнению со средней воздушной скоростью, или скоростью при штиле. Полученное нами среднее значение воздушной скорости (14.2 м/с) в целом соответствует значениям, известным по радарным наблюдениям в Германии. Значения воздушной скорости 51 свободно летевшей птицы, идентифицированной как певчий дрозд по фенологическим данным и частоте взмахов крыльями, варьировали в диапазоне от 12.8 до 16.7 м/с при среднем значении 14.6 м/с (Stark 1996). Выпущенные и прослеженные на радаре певчие дрозды летели с заметно

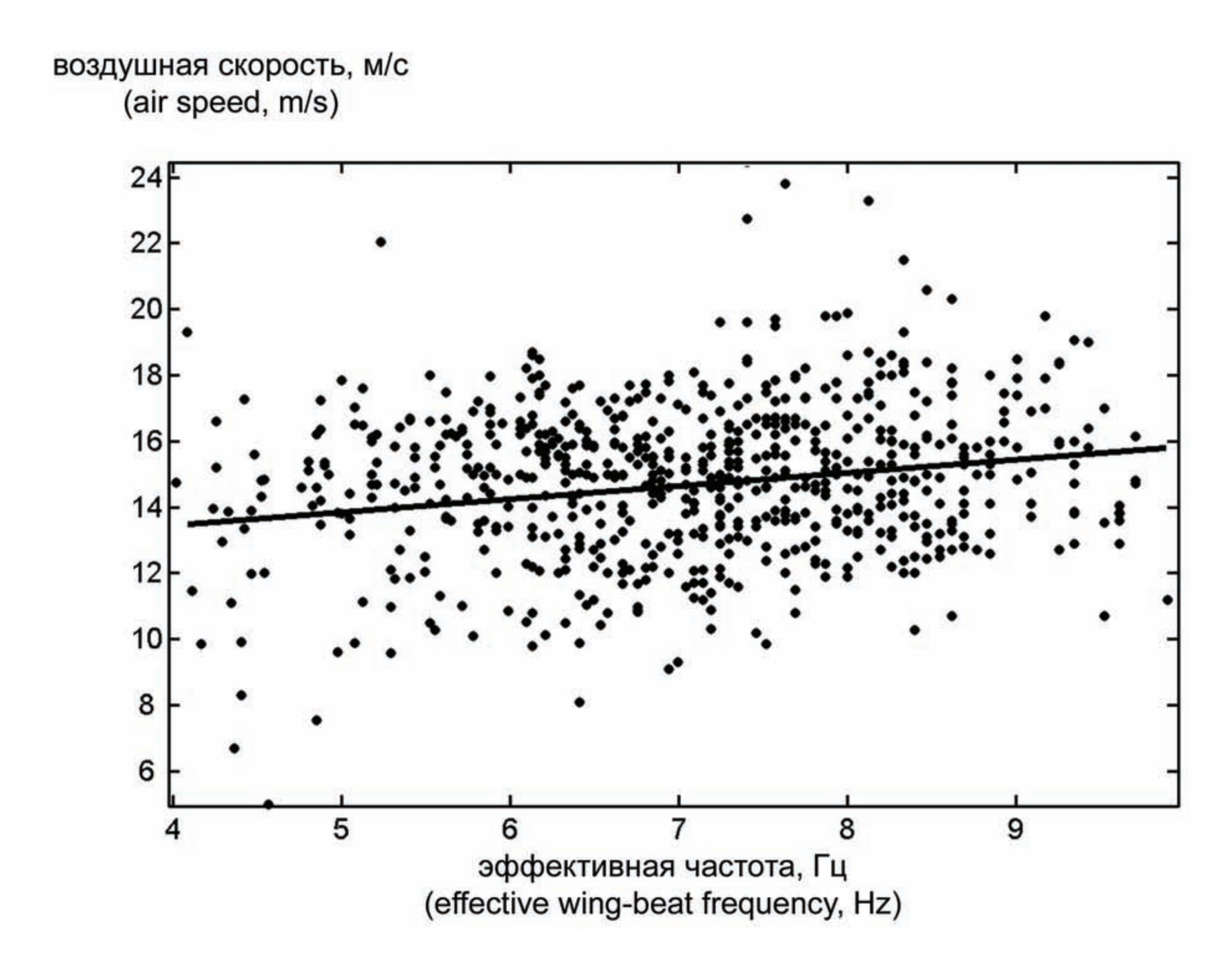


Рис. 4. Зависимость воздушной скорости полета певчего дрозда от эффективной частоты взмахов. Результаты регрессионного анализа: $R^2 = 0.14$, $F = 8.58$, $n = 751$, $P = 0.0035$.

Fig. 4. Air speed of the Song Thrushes in relation to the effective wing-beat frequency.
Results of regression analysis: $R^2 = 0.14$, $F = 8.58$, $n = 751$, $P = 0.0035$.

меньшей скоростью, от 10 до 15 м/с (в среднем 12.65 м/с), что, как признают сами авторы, может быть артефактом (Bruderer and Boldt 2001).

Воздушная скорость, как и другие кинематические характеристики полета птиц, определяется геометрией крыла, массой летательной мускулатуры, массой тела и энергетических запасов, а также плотностью атмосферы (Rayner 1995; Bruderer and Boldt 2001; Norberg 2004; Alerstam et al. 2007; Pennycuick 2008). Обнаруженные нами трёх-четырёхкратные вариации воздушной скорости у дроздов, с одной стороны, могли бы объясняться вариациями именно этих характеристик. С другой стороны, по экспериментам в аэродинамических туннелях с птицами разных видов [ласточками (Bruderer et al. 2001; Park et al. 2001), зарянками (Hedenström et al. 2006) и стрижами (Henningsson et al. 2008)] известно, что в зависимости от скорости воздушного потока одна и та же птица изменяет свою воздушную скорость. На свободно летящих птицах [сборной группе воробьиных птиц (Bloch and Bruderer 1982, Liechti 1995, 2006) и водоплавающих (Hedenström et al. 2002)] было показано, что при увеличении скорости попутных ветров птицы замедляют свою воздушную скорость, а при увеличении скорости ветров со встречной компонентой, наоборот существенно увеличивают. Ветрозависимость воздушной скорости, обнаруженная нами у дроздов, исключает возможность интерпретации этого явления как эффекта неоднородности группы, когда разные по скорости полета виды могут доминировать

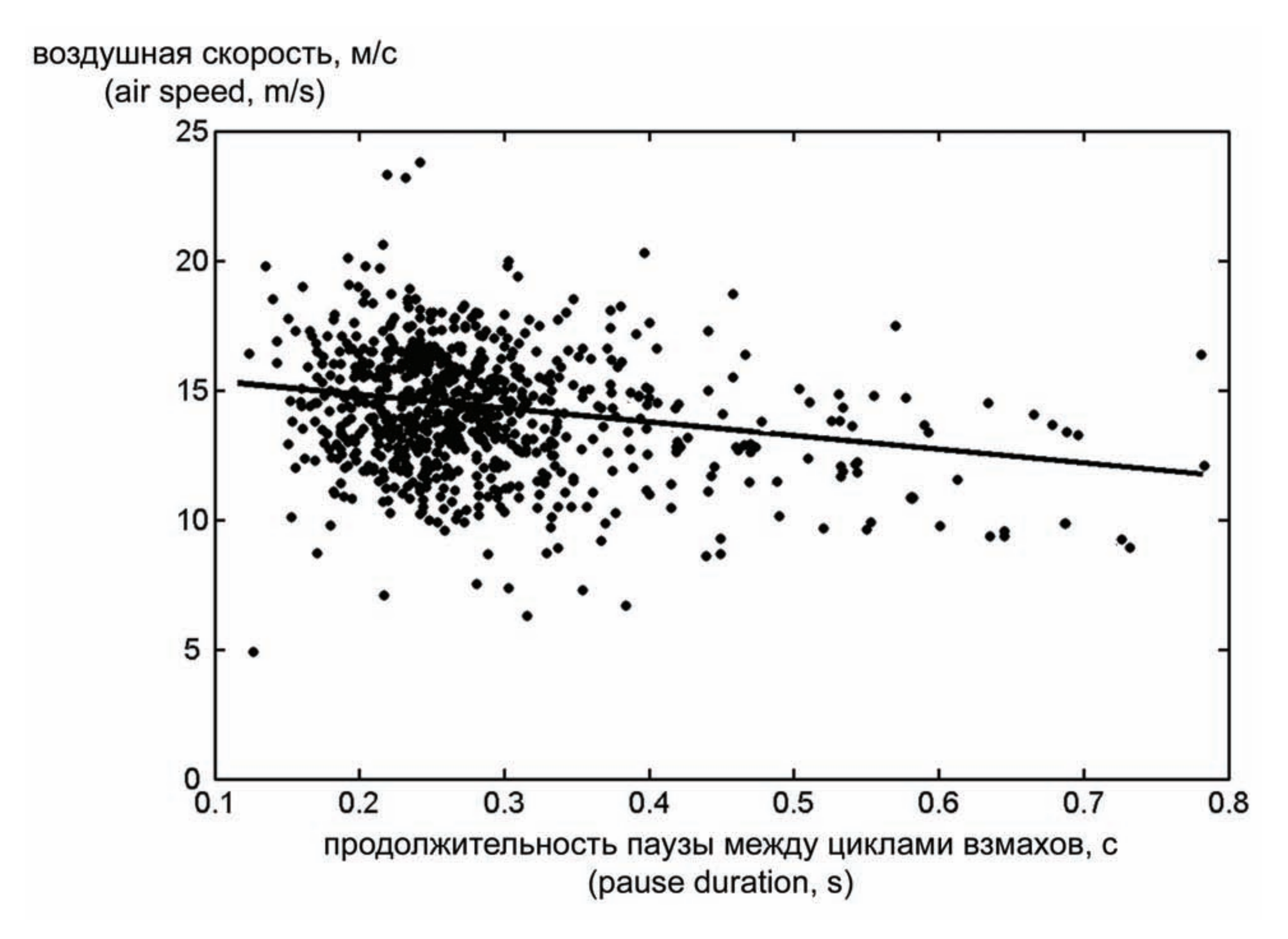


Рис. 5. Зависимость воздушной скорости полета певчего дрозда от продолжительности паузы между циклами взмахов. Результаты регрессионного анализа: $R^2 = 0.08$, $F = 14.65$, $n = 902$, $P = 0.0013$.

Fig. 5. Air speed of the Song Thrushes in relation to the pause duration. Results of regression analysis: $R^2 = 0.08$, $F = 14.65$, $n = 902$, $P = 0.0013$.

в потоке при разных ветрах. Более того, наши данные указывают на то, что птицы способны оценивать скорость полета относительно земли и регулировать ее за счет вариации своей воздушной скорости. Системой отсчёта, которая позволяет это сделать, скорее всего, являются элементы ландшафта, которые летящие птицы могут видеть даже ночью (Liechti 2006).

Сложное морфологическое строение летательного аппарата позволяет птицам демонстрировать разные формы полета и изменять его рисунок в зависимости от ситуации. Птицы могут изменять воздушную скорость за счет таких кинематических характеристик, как частота взмахов, продолжительность пауз между сериями взмахов, амплитуда взмаха, степень раскрытия крыла во время взмаха и его прижатости к телу в промежутке между взмахами (Rayner 1985, 1995; Norberg 1990; Pennycuick 1996; Bruderer et al. 2001; Videler 2005; Bruderer et al. 2010). Согласно теоретической модели (Pennycuick 1996, 2008) частота взмахов определяется массой тела птицы, площадью крыла и размахом крыльев. У мелких птиц частота взмахов отражает оптимальную частоту сокращений мышечных волокон в узком диапазоне частот (Rayner 1985; Norberg 2004), поэтому вариации воздушной скорости должны осуществляться преимущественно за счет не физиологической частоты взмахов, а инерционной фазы полета, т.е. пауз между циклами взмахов (Rayner 1985). Рисунок полета певчих дроздов меняется в зависимости от направления и скорости ветра (Bolshakov et al. 2010). Частота взмахов в незначительной степени увеличивается при встречной

компоненте ветра, когда наблюдается увеличение воздушной скорости, а паузы при этом заметно уменьшаются. Аналогичная картина наблюдалась у американских дроздов (*Catharus* spp.), частоту взмахов которых регистрировали в течение нескольких часов во время ночного миграционного полета (Cochran and Wikelski 2005). У прослеженных птиц наблюдалась тенденция увеличивать частоту взмахов при встречных ветрах и замедлять ее при попутных ветрах, однако эта тенденция не была статистически значимой. Мы также не обнаружили значимой зависимости воздушной скорости у дроздов, летящих миграционным полетом, от физиологической частоты взмахов.

Вариации воздушной скорости достаточно хорошо объясняются эффективной частотой взмахов (рассчитанной как для серий взмахов, так и для пауз между ними). В экспериментальной работе, проведенной на ласточках, связь воздушной скорости и эффективной частоты имела четкую U-образную форму (Bruderer et al. 2001). Птицам, тестируемым в аэродинамическом тоннеле, искусственно создавали условия полета при очень низких и высоких воздушных скоростях, когда частота взмахов существенно возрастала в обоих случаях. Для летящих миграционным полетом дроздов низкие скорости не типичны, поэтому связь воздушной скорости и эффективной частоты взмахов имела вид не параболической, а линейной зависимости. Эффективная частота варьирует в достаточно широком диапазоне, давая птицам возможность поддерживать оптимальную физиологическую частоту и изменять скорость преимущественно за счет пауз (Rayner 1985, 1995; Cochran et al. 2008). В целом нельзя не согласиться с предположением Райнера (Rayner 1985), что продолжительность инерционной фазы полета является важным регулятором воздушной скорости у мелких птиц. Тем не менее, наши данные показали, что длительность пауз объясняет лишь небольшую долю вариаций воздушной скорости, поэтому объяснять наблюдаемое явление только длиной пауз явно было бы не корректно. Полет птиц – достаточно сложное явление, чтобы его скорость могла регулироваться одним параметром.

На наш взгляд, представляет интерес интерпретация реально наблюдаемых значений воздушной скорости с позиции оптимизации временных и энергетических затрат, связанных с миграцией. Согласно теории оптимальной миграции (Alerstam and Lindström 1990; Hedensröm and Alerstam 1995; Alerstam and Hedensröm 1998) скорость полета мигрирующей птицы в целом отражает одну из двух стратегий: 1) минимизация общих энергетических затрат на миграцию, или 2) минимизация общей продолжительности миграции. В первом случае воздушная скорость птицы будет стремиться к наиболее экономичной скорости полета с точки зрения транспорта дополнительной массы накопленных энергетических запасов, когда при данном запасе энергии птица будет пролетать максимальную дистанцию (Pennycuick 1968, 2008; Hedensröm and Alerstam 1995). Скорости, близкие к наиболее экономичным, наблюдали у птиц разных видов во время осенней миграции (Alerstam 1981; Wege and Raveling 1984; Rayner 1985; Bruderer and Bold 2001). Для певчего дрозда теоретически ожидаемое значение скорости наиболее экономичного полета, рассчитанное по программе Колина Пенникуика Flight 1.24 (Pennycuick 2008) (http://www.bio.bristol.ac.uk/people/pennycuick.htm) составило 17.6 м/с при штиле. Наши оценки воздушной скорости близки и даже чуть меньше этого значения. В альтернативном случае, если бы оптимальной стратегией являлась экономия времени, то скорость полета дроздов превышала бы указанное значение (Hedensröm and Alerstam 1995; Alerstam 2000; Henningsson et al. 2009). Наиболее экономичная скорость полета является ветрозависимой величиной (Hedensröm et al. 2002). Аналогично наблюдаемой реальной воздушной скорости она увеличивается при увеличении встречной компоненты ветра. Таким образом, полученные нами скоростные характеристики полета певчего дрозда при разных ветровых условиях показали, что во время осеннего пролета птицы стремятся сократить энергетическую стоимость миграции за счет наиболее экономичного полета. Остается вопрос, могут ли действительно певчие дрозды развивать бóльшие воздушные скорости во время весенней миграции, когда, согласно предположению шведских орнитологов, оптимальной стратегией является минимизации продолжительности миграции?

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность К.В. Большакову как руководителю проекта. Мы благодарны Павлу Зехтинджиеву и анонимному рецензенту за замечания, учтенные в статье. Работа поддержана грантами РФФИ №№ 08-04-01658 и 11-04-01126.

ЛИТЕРАТУРА

Alerstam T. 1981. The course and timing of bird migration. In: D. J. Aidley (Ed.). Society for Experimental Biology seminar series. Cambridge University Press, **13**: 9–54.

Alerstam T. 1990. Bird Migration. Cambridge University Press, Cambridge, 420 p.

Alerstam T. 2000. Bird migration performance on the basis of flight mechanics and trigonometry. In: P. Domenici and R.W.Blake (Eds.). Biomechanics in Animal Behaviour. BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford: 105–124.

Alerstam T. and Hedenström A. 1998. The development of bird migration theory. *Journal of Avian Biology,* **29**: 343–369.

Alerstam T. and Lindström Å. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety. In: E. Gwinner (Ed.). Bird migration: physiology and ecophysiology. Springer, Berlin: 331–351.

Alerstam T., Rosén M., Bäckman J., Ericson P. G. P. and Hellgren O. 2007. Flight speeds among bird species: allometric and phylogenetic effects. *PLoS Biology*, **5**: 1656–1662.

Bäckman J. and Alerstam T. 2001. Confronting the winds: orientation and fight behaviour of the roosting swift, *Apus apus*. *Proceedings of the Royal Society B*, **268**: 1081–1087.

Baushev A.N. and Sinelschikova A. 2007. On a probabilistic model for the numerical estimation of the nocturnal migration of birds. *Mathematical Biosciences*, **205**: 44–58.

Bloch R. and Bruderer B. 1982. The air speed of migrating birds and its relationship to the wind. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **11**: 19–24.

Bolshakov C., Žalakevičius M. and Švažas S. 2002. Nocturnal migration of thrushes in the Eastern Baltic region. Vilnius, 117p.

Bolshakov C.V., Vorotkov M.V., Sinelschikova A., Bulyuk V.N. and Griffiths M. 2010. Application of the Optical-Electronic Device for the study of specific aspects of nocturnal passerine migration. *Avian Ecology and Behaviour,* **18**: 23–51.

Bolshakov C.V., Bulyuk V.N., Sinelschikova A.Y. and Vorotkov M.V. 2013. Influence of the vertical light beam on numbers and flight trajectories of night-migrating songbirds. *Avian Ecology and Behaviour*, **24**: 35–49.

Bruderer B. and Boldt A. 2001. Flight characteristic of birds: I. Radar measurements of speed. *Ibis*, **143**:178–204.

Bruderer B., Liechti F. and Bilo D. 2001. Flexibility in flight behaviour of Barn Swallow (*Hirundo rustica*) and House Martin (*Delichon urbica*) tested in a wind tunnel. *The Journal of Experimental Biology*, **204**: 1473–1484.

Bruderer B., Peter D., Boldt A. and Liechti F. 2010. Wing-beat characteristics of birds recorded with tracking radar and cine camera. *Ibis*, **152**(2): 272–91.

Cochran W.W. and Wikelski M. 2005. Individual migratory tactics of New World *Catharus* thrushes: current knowledge and future tracking options from space. In: R. Greenberg and P. Marra (Ed.). Birds of Two Worlds: Ecology and Evolution of Migration. Johns Hopkins University Press, Baltimore: 274–289.

Cochran W.W., Bowlin M.S. and Wikelski M. 2008. Wingbeat frequency and flap-pause ratio during natural migratory flight in thrushes. *Integrative and Comparative Biology,* **48**(1): 134–151.

Griffiths M.E. 1970. Wingbeat frequencies and flight patterns of the more common migrant birds of the British Isles and Europe. Report No. 9 for the Ministry of Technology. London, 11 p.

Hedenström A. and Alerstam T. 1995. Optimal flight speed of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. Biological Sciences*, **348**: 471–487.

Hedenström A., Alerstam T., Green M. and Gudmundsson G.A. 2002. Adaptive variation of airspeed in relation to wind, altitude and climb rate by migrating birds in the Arctic. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **52**: 308–317.

Hedenström A, Rosén M. and Spedding G.R. 2006. Vortex wakes generated by robins *Erithacus rubecula* during free flight in a wind tunnel. *Journal of Royal Society, Interface*, **3**: 263–276.

Henningsson P., Karlsson H., Bäckman J., Alerstam T. and Hedenström A. 2009. Flight speeds of swifts (*Apus apus*): seasonal differences smaller than expected. *Proceedings of the Royal Society B*, **276**: 2395–2401.

Henningsson P., Spedding G.R. and Hedenström A. 2008. Vortex wake and fight kinematics of a swift in cruising fight in a wind tunnel. *The Journal of Experimental Biology*, **211**: 717–730.

Karlsson H., Henningsson P., Bäckman J., Hedenström A. and Alerstam T. 2010. Compensation for wind drift by migrating swifts. *Animal Behaviour*, **80**: 399–404.

Klaassen R.H. G., Alerstam T., Carlsson P., Fox J.F. and Lindström A. 2011. Great flights by great snipes: long and fast non-stop migration over benign habitats. *Biology Letters of the Royal Society.* Published online doi:10.1098/rsbl.2011.0343

Liechti F 1995. Modeling optimal heading and airspeed of migrating birds in relation to energy expenditure and wind influence. *Journal of Avian Biology,* **26**: 310–316.

Liechti F. 2006. Birds: blowin' by the wind? *Journal of Ornithology*, **147**: 202–211.

Liechti F. 2007. Radar ornithology – past experiences and future challenges. Proceedings of the 6th Conference of the European Ornithologists' Union, Vienna: 107.

Liechti F. and Bruderer B. 1998. The relevance of wind for optimal migration theory. *Journal of Avian Biology*, **29**: 561–568.

Liechti F., Bruderer B. and Paproth H. 1995. Quantification of nocturnal bird migration by moon-watching:

comparison with radar and infrared observations. *Journal of Field Ornithology*, **66**: 457–468.

Liechti F., Hedenström A. and Alerstam T. 1994. Effects of sidewinds on optimal flight speed of birds. *Journal of Theoretical Biology*, **170**: 219–225.

Norberg U.M.L. 1990. Vertebrate Flight: mechanics, physiology, morphology, ecology and evolution. Zoophysiology Series. Vol. 27. Springer-Verlag, Berlin, 298 p.

Norberg U.M.L. 2004. Bird flight. *Acta Zoologica Sinica*, **50**(6): 921–935.

Park K.J., Rosén M. and Hedenström A. 2001. Flight kinematics of the barn swallow *Hirundo rustica* over a wide range of speeds in a wind tunnel. *The Journal of Experimental Biology*, **204**: 2741–2750.

Payevsky V.A., Shapoval A. and Vysotsky V.G. 2005. Spatial distribution of thrushes migrating through the Eastern Baltic area as shown by ring recoveries. *OMPO Newsletters,* **25**: 5–12.

Pennycuick C.J. 1968. Power requirements for horizontal flight in the pigeon (*Columba livia)*. *The Journal of Experimental Biology*, **49**: 527–555.

Pennycuick C.J. 1996. Wingbeat frequency of birds in steady cruising flight: new data and improved predictions. *The Journal of Experimental Biology*, **199**: 1613–1618.

Pennycuick C.J. 2008. Modelling the Flying Bird. Academic Press, 480 p.

Rayner J.M.V. 1985. Flight, speeds of. In: B. Campbell and E. Lack. (Eds.) A dictionary of birds. Poyser, Staffordshire, England: 224–226.

Rayner J.M.V. 1995. Flight mechanics and constraints on flight performance. *Israel Journal of Zoology*, **41**: 321–342.

Richardson W.J. 1978. Timing and amount of bird migration in relation to weather: a review. *Oikos,* **30**(2): 224–272.

Richardson W.J. 1990. Timing of bird migration in Relation to Weather: Update Review. In: E. Gwinner (Ed.). Bird Migration. Springer-Verlag, Berlin: 78–101.

Schmaljohann H., Liechti F., Bächler E., Streuri T. and Bruderer B. 2008. Quantification of bird migration by radar – a detection probability problem. *Ibis*, **150**: 342–355.

Sinelschikova A. and Sokolov L.V. 2004. Long-term monitoring of the timing of migration on thrushes (*Turdus philomelos*, *T. iliacus*) in the Eastern Baltic. *Avian Ecology and Behaviour,* **12**: 11–30.

Sinelschikova A., Vorotkov M., Bulyuk V., Bolshakov C.V. and Griffiths M.E. 2009. Electronic-optical system and its application for the study of nocturnal migration of birds. Abstracts of the 7th Conference of the European Ornithologists' Union 21–26 August 2009, University of Zurich, Switzerland: 78.

Stark H. 1996. Flugmechanik Nachts Ziehender Kleinvögel. PhD Thesis, Universität Basel, 395 p.

Videler J. 2005. Avian Flight. Oxford University Press, Oxford, 258 p.

Vorotkov M., Sinelschikova A. and Griffiths M. 2009. Optical Matrix Device: Technical aspects of a new tool for the detection and recording of small nocturnal aerial targets. *The Journal of Navigation*, **62**: 1–9.

Wege L.M. and Raveling D.G. 1984. Flight speed and directional responses to wind by migrating Canada geese. *Auk*, **101**: 342–348.

Представлена 12 августа 2013; принята 5 февраля 2014.